光周期和温度对大草蛉滞育解除及滞育后发育和繁殖的影响

程丽媛，张　艳，陈珍珍*，许永玉*

(山东农业大学植物保护学院，山东泰安 271018)

摘要：【目的】大草蛉 *Chrysopa pallens* (Rambur)是自然界重要的天敌昆虫，以预蛹兼性滞育越冬。本研究旨在明确光周期和温度对大草蛉滞育解除及滞育后发育和繁殖的影响。【方法】在室内观测了不同温度(22℃和25℃)和光周期(15L:9D 及 9L:15D)条件下大草蛉预蛹的滞育解除及滞育解除后的蛹期、蛹存活率、成虫鲜重、成虫寿命、产卵前期和单雌产卵量等生物学特性，以及5℃低温处理对预蛹滞育解除的作用，并分析了滞育持续时间对大草蛉滞育解除后发育和繁殖的影响。【结果】在光周期15L:9D 和9L:15D 下，25℃下大草蛉预蛹期(分别为50.09 和49.47 d)显著短于22℃下(分别为80.80 和82.20 d)。5℃低温处理极显著延长了大草蛉预蛹期($P<0.01$)，且缩小了预蛹期的个体差异。22℃下，与非滞育预蛹相比，滞育后预蛹的存活率显著降低，蛹期和产卵前期显著延长，雌成虫寿命显著缩短，成虫鲜重和单雌产卵量显著下降。22℃，光周期15L:9D 下大草蛉的滞育持续时间为50~170 d，且能影响滞育后发育：随着滞育持续时间的延长，蛹期逐渐延长，雌、雄成虫的鲜重逐渐降低，雄成虫寿命呈先延长后缩短的趋势，蛹存活率、雌成虫寿命、产卵前期和单雌产卵量没有显著性差异。【结论】试验条件下，两种光周期对大草蛉滞育解除、滞育后发育和繁殖没有明显的影响，而温度是调节大草蛉滞育发育和繁殖的重要因子。较高温度能促进滞育的解除，低温处理能够同步种群的滞育发育。大草蛉的滞育存在生殖代价，滞育持续时间影响滞育解除后的部分生物学特性。

关键词：大草蛉；光周期；温度；滞育持续时间；滞育后发育；繁殖

中图分类号：Q968　　**文献标识码：**A　　**文章编号：**0454-6296(2017)03-0318-10

Effects of photoperiod and temperature on diapause termination and post-diapause development and reproduction of the green lacewing, *Chrysopa pallens* (Neuroptera: Chrysopidae)

CHENG Li-Yuan, ZHANG Yan, CHEN Zhen-Zhen*, XU Yong-Yu* (Department of Plant Protection, Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong 271018, China)

Abstract:【Aim】The green lacewing, *Chrysopa pallens* (Rambur), is an important natural enemy insect and enters diapause as prepupa in winter. This study aims to understand the effects of photoperiod and temperature on diapause termination and post-diapause development and reproduction of *C. pallens*.【Methods】The diapause termination and post-diapause biology including pupal duration, pupal survival rate, adult fresh weight, adult longevity, preoviposition period and number of eggs laid per female of *C. pallens* were observed after the diapaused prepupae were treated under different combinations of temperatures (22℃ and 25℃) and photoperiods (15L:9D and 9L:15D). The effects of chilling at 5℃ on diapause termination, and diapause duration on the post-diapause development and reproduction of *C.*

基金项目：山东省茶叶产业技术体系项目(SDAIT-19-04)；山东省自然科学基金项目(ZR2014CP018)；国家自然科学基金青年基金项目(315015904)

作者简介：程丽媛，女，1990年9月生，山东临沂人，博士研究生，研究方向为昆虫生理生态，E-mail：15552837771@163.com

* 通讯作者 Corresponding authors, E-mail: xuyy@sdau.edu.cn; chenzz0327@163.com

收稿日期 Received: 2016-11-17；接受日期 Accepted: 2017-02-02

pallens were also investigated.【Results】The prepupal duration under the photoperiods of 15L∶9D and 9L∶15D at 25℃ (50.09 and 49.47 d, respectively) was significantly shorter than those at 22℃ (80.80 and 82.20 d, respectively). The chilling treatment at 5℃ prolonged the prepupal duration extremely significantly ($P < 0.01$), and deceased the individual difference of prepupal duration. At 22℃, compared with the non-diapause prepupa, for the diapaused prepupa the survival rate was significantly decreased, the pupal duration and preoviposition period were significantly prolonged, the female adult longevity was significantly shortened, and the adult fresh weight and the number of eggs laid per female were significantly decreased. The diapause duration of *C. pallens* was 50 – 170 d at 22℃ under a photoperiod of 15L∶9D, and the post-diapause development was affected, with the pupal duration gradually prolonged, the adult fresh weight decreasing, and the male adult longevity initially increasing and then decreasing, but with no significant differences in the pupal survival rate, female adult longevity, preoviposition period and number of eggs laid per female.【Conclusion】Under the experimental conditions, the tested photoperiods have no significant effects on the diapause termination and post-diapause development and reproduction in *C. pallens*, while temperature is the key factor to regulate diapause development and reproduction. Higher temperature promotes the termination of diapause, and chilling can synchronize population diapause development. There is reproduction cost in diapaused *C. pallens*, and diapause duration affects some of its post-diapause biological characteristics.

Key words: *Chrysopa pallens*; photoperiod; temperature; diapause duration; post diapause development; reproduction

滞育(diapause)是昆虫为了躲避周期性的不利自然环境生长发育或繁殖停滞的一种生理生态现象,是昆虫对环境条件长期适应的结果,主要由遗传因子和环境因子共同调控,有物种特异性(Tauber *et al*., 1986; Danks, 1987)。滞育的发生不仅能够提高昆虫在田间逆境条件下的存活率,还能使昆虫的发育阶段与最有利于昆虫取食和繁殖的时机相一致,保证了物种的延续性(Denlinger, 2002; MacRae, 2010; Morey *et al*., 2012; Posledovich *et al*., 2015)。大量的研究表明,昆虫滞育不是静态的形态学发育停止的过程,而是一种动态的滞育发育过程(Hodek and Hodková, 1988; Hodek, 1996, 2002; Jiang *et al*., 2011; He *et al*., 2013; 任金龙等, 2015; 黄伶等, 2016),包括滞育的诱导、准备、启动、维持、解除和滞育后的静止等一系列连续的生理阶段,每个生理阶段都受到环境因子的影响和调控(Tauber *et al*., 1986; Koštál, 2006)。滞育一旦被诱导,通常都会持续一段时间,并不因不利环境的解除而立即结束(吴坤君, 2002)。维持和解除昆虫滞育的条件主要包括遗传因素(Tauber and Tauber 1976; Tauber *et al*., 1986; Hodek, 1996, 2002)和光周期、温度、湿度、密度、食料等环境因子(赖锡婷等, 2008; Jiang *et al*., 2010)。

在滞育研究中,滞育持续时间(diapause duration)通常是指昆虫从进入滞育到发育重新获得所经历的时间(Xiao *et al*., 2010, 2013),如以预蛹越冬的昆虫,滞育持续时间是指从幼虫结茧进入滞育到化蛹出现的这段时间,即等同于预蛹期。滞育持续时间是昆虫的一种生理特性,主要由特定环境条件下的滞育强度(diapause intensity)和滞育发育速率决定(Danks, 1987; 赖锡婷等, 2008),在有些昆虫种类中,同一种群不同个体间的滞育持续时间也存在较大差异(Tauber *et al*., 1986; Danks, 1987; 吴孔明和郭予元, 1996; 杨慧中等, 2012)。与滞育的诱导、维持和解除相比,关于昆虫滞育后发育和繁殖的研究相对较少(王小平等, 2005; Higaki and Ando, 2005; Jiang *et al*., 2010),事实上,昆虫的滞育与代谢和繁殖具有相关性,滞育的发生及滞育持续时间对滞育解除后昆虫的寿命、生殖力、性比及子代发育等生物学特性都可能产生影响(王小平和薛芳森, 2006)。在生物防治领域,通过对天敌昆虫的滞育调控,可达到调控天敌昆虫生长发育、延长天敌昆虫产品货架期、提高天敌昆虫抗逆性等目的,是目前天敌昆虫研究的热点之一(Denlinger, 2002; 陈学新等, 2013; 张礼生和陈红印, 2014)。

大草蛉 *Chrysopa pallens* (Rambur)属脉翅目(Neuroptera)草蛉科(Chrysopidae),是古北区草蛉分布最广的一种,在我国除西藏外,各省市均有分布,

且均为优势种群，其幼虫和成虫能够捕食蚜虫、叶螨、粉虱、鳞翅目卵和低龄幼虫等害虫，是自然界重要的天敌昆虫（赵敬钊，1981，1988；杨星科，1998；程丽媛等，2014）。大草蛉以预蛹进行兼性滞育越冬，光照是诱导其滞育的主要环境因子（Nakahira and Arakawa，2005；时爱菊等，2008）。山东省泰安地区，大草蛉每年发生 4 代，10 月初越冬代老熟幼虫陆续结茧，次年 4 月中旬滞育预蛹开始化蛹，化蛹盛期为 4 月末至 5 月初，越冬代成虫羽化盛期为 5 月中旬（牟吉元等，1979，1980）。关于大草蛉滞育特性的研究，目前主要集中在滞育的诱导条件及滞育期间的抗寒性研究（Nakahira and Arakawa，2005；时爱菊等，2008；于令媛等，2012），而诱导滞育的主要环境因子对大草蛉滞育解除及解除滞育后个体生物学特性的影响仍不清楚。本研究对大草蛉滞育预蛹在不同光照和温度条件下的滞育解除情况及滞育解除后的蛹期、蛹存活率、成虫鲜重、成虫寿命、产卵前期和单雌产卵量等生物学特性进行了研究，以期为更深入了解昆虫的滞育发育机制奠定基础，为大草蛉的人工繁殖、贮存和田间释放技术提供理论依据和数据支持，对充分发挥其在害虫生物防治中的作用具有重要的实践意义。

1 材料与方法

1.1 试验虫源及饲养方法

大草蛉成虫于 2012 年 7 月采自山东省泰安市山东农业大学校园（36°15′N，116°59′E）槐树 *Sophora japonica* 上。收集成虫产的新鲜卵，单粒置于指形玻璃管(7 cm × 2 cm)内，幼虫孵化后饲喂充足蚜虫至结茧。待成虫羽化后，将雌、雄成虫配对，饲养于直径 7 cm、高 10 cm 的玻璃组培瓶内，纱布封口，饲喂充足蚜虫，繁殖 3 代以上备用。大草蛉不同发育时期（卵、幼虫、预蛹、蛹、成虫）均在温度 22 ±1℃，光周期 15L∶9D，相对湿度 80% ±5% 的光照培养箱（LHR-150-G 型，广东省医疗器械厂生产）中培养。

供大草蛉取食的蚜虫为豌豆修尾蚜 *Megoura crassicauda* Matsumura 和豆蚜 *Aphis craccivora*（Koch）的混合种群，两种蚜虫鲜重比例约为 1∶1，以蚕豆 *Vicia faba* 为寄主。蚕豆苗、豌豆修尾蚜和豆蚜，在温度 22 ±1℃，光周期 15L∶9D，相对湿度 80% ±5% 的 RSZ 智能人工气候室（江苏省常州市国华制造有限公司）繁殖。

1.2 大草蛉滞育预蛹的获得

将大草蛉新产卵置于 22 ± 1℃，光周期 9L∶15D，相对湿度 80% ±5% 条件的光照培养箱中饲养，获得滞育预蛹（时爱菊等，2008）；在 22 ± 1℃，光周期 15L∶9D，相对湿度 80% ±5% 条件下，获得非滞育预蛹。以结茧 1 d 的滞育预蛹和非滞育预蛹用于试验。

1.3 光周期和温度对大草蛉滞育解除和滞育后发育的影响

试验设 4 个处理，分别为：22℃，光周期 15L∶9D；22℃，光周期 9L∶15D；25℃，光周期 15L∶9D；25℃，光周期 9L∶15D（相对湿度均为 80% ±5%，温度误差均为 ±1℃）。将大草蛉滞育预蛹随机分组并编号，分别置于上述条件下的光照培养箱中。每天定时观察并记录大草蛉的化蛹、羽化、死亡等现象。成虫羽化当天，用万分之一电子天平（GA110 型，德国产）称取雌、雄成虫鲜重，并将同天羽化的相同处理的雌、雄成虫配对转移至组培瓶内，多余雌成虫或雄成虫与额外饲养的相同处理的雄成虫或雌成虫配对，每天定时记录雌、雄成虫的存活情况及每日产卵量，移除卵粒并投放足量的蚜虫，直至成虫全部死亡。以 22 ±1℃，光周期 15L∶9D，相对湿度 80% ±5% 条件下的非滞育预蛹为对照；每处理至少 64 头预蛹。

1.4 5℃低温处理对大草蛉滞育解除的影响

将大草蛉滞育预蛹置于 5℃，光周期 0L∶24D，相对湿度 80% ±5% 的冰箱（BCD-219SK DC 型，青岛海尔有限公司生产，温度误差为 ±1℃）分别处理 0，10，20，30，40，50，60 和 70 d 后，转至 25 ± 1℃，光周期 15L∶9D，相对湿度 80% ±5% 的光照培养箱中。每天观察滞育预蛹的存活和化蛹情况，直至存活预蛹全部化蛹。以不经低温处理的滞育预蛹对照；每处理至少 24 头预蛹。

1.5 数据处理

用统计软件 SPSS19.0 对 5℃不同时间处理后大草蛉的低温-化蛹时间和预蛹期进行统计分析，不同处理间的差异进行单因素方差分析（One-way ANOVA）和 Tukey-HSD 多重比较（$P < 0.05$）。不同光周期和温度条件下大草蛉的预蛹期、预蛹存活率、蛹期、蛹存活率、成虫鲜重、成虫寿命、产卵前期和单雌产卵量采用以年龄-龄期两性生命表理论（Chi and Liu，1985；Chi，1988）为基础的 TWOSEX-MSChart 程序（Chi，2016）进行分析，用 Bootstrap 方法

(100 000 次重复)估算各参数的平均值和标准误，不同处理间方差分析用基于置信区间差异的 Paired Bootstrap 检验(Efron and Tibshirani, 1993)，显著水平 P = 0.05。Bootstrap 程序包含于 TWOSEX-MSChart 程序中。图形采用 SigmaPlot 12.0 软件绘制。

2　结果

2.1　光周期和温度对大草蛉滞育解除的影响

2.1.1　光周期和温度对大草蛉滞育解除的影响：大草蛉滞育预蛹在 22℃，光周期 15L∶9D 和 9L∶15D 以及 25℃，光周期 15L∶9D 和 9L∶15D 条件下都能完成预蛹发育，解除滞育(表 1)。在相同温度条件下，两种周期 15L∶9D 和 9L∶15D 处理的大草蛉滞育预蛹的预蛹期和预蛹存活率没有显著性差异，表明光周期对大草蛉滞育的解除没有显著影响；温度对大草蛉滞育的解除具有明显的影响，大草蛉滞育预蛹在 25℃下的预蛹期显著短于 22℃，预蛹存活率也显著提高。与对照组非滞育预蛹相比，22℃条件下大草蛉滞育预蛹的存活率显著降低，预蛹期显著延长，且相同处理条件下不同滞育预蛹个体间预蛹期变化幅度很大，如在 22℃，光周期 15L∶9D 条件下，不同滞育预蛹个体间预蛹期即滞育持续时间差异可达 120 d。

表 1　光周期和温度对大草蛉滞育解除的影响

Table 1　Effects of photoperiod and temperature on diapause termination of diapause prepupae of *Chrysopa pallens*

	试虫数(头) Number of test insects	预蛹期(d) Prepupal duration	预蛹期幅度(d) Prepupal duration range	预蛹存活率(%) Prepupal survival rate
对照 CK	152	6.41 ± 0.05 c	6 – 8	96.71 ± 1.45 a
22℃, 15L∶9D	386	80.80 ± 0.94 a	50 – 170	89.12 ± 1.59 b
22℃, 9L∶15D	110	82.20 ± 1.98 a	53 – 153	87.27 ± 3.19 b
25℃, 15L∶9D	80	50.09 ± 1.96 b	22 – 113	92.50 ± 2.94 a
25℃, 9L∶15D	64	49.47 ± 1.78 b	20 – 103	90.63 ± 3.65 a

对照 CK：非滞育预蛹 Non-diapause prepupa, 22℃, 15L∶9D. 表中数据为均值 ± 标准误；同列参数后面的不同小写字母，表示在 5% 水平下用 Paired Bootstrap 模拟比较差异显著。表 3 和 4 同。The data in the table are mean ± *SE*. Different lowercase letters after parameters in the same column mean significant difference using the Paired Bootstrap test at the 5% significance level. The same for Tables 3 and 4.

2.1.2　5℃低温处理对大草蛉滞育解除的影响：表 2 为大草蛉滞育预蛹经 5℃低温分别处理 0, 10, 20, 30, 40, 50, 60 和 70 d 后转至 25℃，光周期 15L∶9D 条件下的滞育解除情况。低温处理后大草蛉滞育预蛹化蛹需要的时间(低温-化蛹时间)极显著缩短(F = 32.31; df = 7, 225; P = 0.000)，如果将低温处理时间作为滞育持续时间的一部分，大草蛉的预蛹期随着低温处理时间的延长而极显著延长(F = 18.59; df = 7, 225; P < 0.01)，且随着低温处理时间的延长，预蛹的存活率不断降低。5℃低温处理对大草蛉预蛹滞育解除后的化蛹时间有明显影响，处理时间越长化蛹时间越集中(图 1)，没有经历低温处理的预蛹滞育持续时间为 22 ~ 113 d，经历 40 d 低温处理的预蛹滞育持续时间为 54 ~ 80 d，经历 70 d 低温处理的预蛹滞育持续时间为 79 ~ 93 d。

2.2　光周期和温度对大草蛉滞育后发育和繁殖的影响

大草蛉预蛹在 22℃，光周期 15L∶9D 和 9L∶15D 以及 25℃，光周期 15L∶9D 和 9L∶15D 条件下解除滞育后的蛹期，蛹存活率，雌、雄成虫鲜重和寿命，产卵前期及单雌产卵量见表 3。在光周期 15L∶9D 和 9L∶15D 条件下，大草蛉的各项参数没有显著性差异。与 22℃相比，25℃条件下大草蛉滞育解除后的发育历期及成虫寿命缩短，其中蛹期、雄成虫寿命和产卵前期呈显著性差异，蛹存活率、雌成虫鲜重、雄成虫鲜重、雌成虫寿命和单雌产卵量没有显著性差异。在 22℃条件下，与非滞育预蛹相比，滞育解除后的大草蛉蛹期显著延长，雌成虫鲜重和雄成虫鲜重显著降低，雌成虫寿命显著缩短，产卵前期显著延长，单雌产卵量显著降低，蛹存活率没有显著性变化，雄成虫寿命缩短，但差异不显著。

2.3　大草蛉滞育持续时间的个体差异

2.3.1　22℃，光周期 15L∶9D 条件下大草蛉的滞育持续时间：大草蛉滞育预蛹在 22℃，光周期 15L∶9D 条件下的 344 头解除滞育个体的滞育持续时间频次分布和累计化蛹率如图 2。大草蛉的滞育持续时间呈相对集中的不均匀变化，个体间的滞育持续时间有较大的差异。从第 50 天开始，滞育预蛹逐渐解除滞育，第 70 – 90 天为预蛹解除滞育相对集中的时间，滞育解除的累计化蛹率从 23.84% 增加到

表 2　5℃不同处理时间对大草蛉滞育解除的影响

Table 2　Effects of different treatment duration at 5℃ on diapause termination in *Chrysopa pallens*

5℃处理时间(d) Treatment duration at 5℃	试虫数 Number of test insects	低温-化蛹时间(d) Chilling-Pupal duration	预蛹期(d) Prepupal duration	预蛹存活率(%) Prepupal survival rate
0	80	50.09 ± 1.96 a	50.09 ± 1.96 d	92.50
10	25	41.29 ± 2.37 ab	51.29 ± 2.37 cd	87.50
20	32	35.58 ± 2.91 b	55.58 ± 2.91 cd	90.32
30	39	32.19 ± 3.83 bc	62.19 ± 3.83 bcd	92.31
40	38	22.78 ± 1.35 cd	62.78 ± 1.35 bc	89.47
50	24	22.00 ± 2.45 cd	72.00 ± 2.45 ab	83.33
60	27	13.21 ± 0.71 d	73.21 ± 0.71 ab	77.78
70	26	12.94 ± 1.02 d	82.94 ± 1.02 a	73.08

表中数据为均值 ± 标准误;同列参数后面的不同小写字母表示在 5% 水平下用单因素方差分析 Tukey-HSD 多重比较差异显著。The data in the table are mean ± *SE*. Different lowercase letters after parameters in the same column mean significant difference using the One-Way ANOVA/Tukey-HSD test at the 5% significance level.

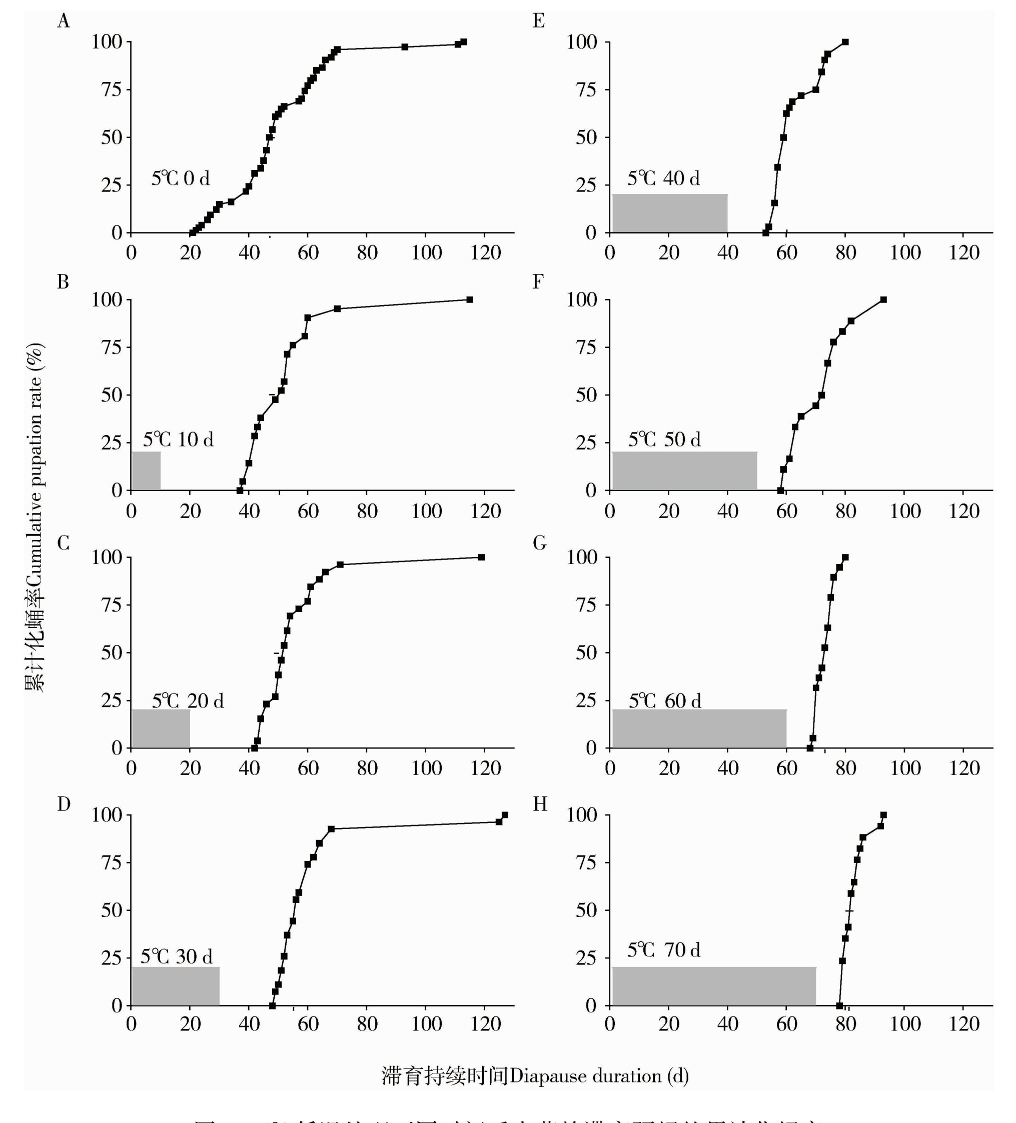


图 1　5℃低温处理不同时间后大草蛉滞育预蛹的累计化蛹率

Fig. 1　Cumulative pupation rate of diapaused prepupae of *Chrysopa pallens* after different treatment duration at 5℃

表 3　光周期和温度对大草蛉滞育解除后发育和繁殖的影响

Table 3　Effects of photoperiod and temperature on the post-diapause development and reproduction of *Chrysopa pallens*

	蛹期(d) Pupal duration	蛹存活率(%) Pupal survival rate	成虫鲜重(mg) Adult fresh weight		成虫寿命(d) Adult longevity		产卵前期(d) Preoviposition period	单雌产卵量 Number of eggs laid per female
			雌 Female	雄 Male	雌 Female	雄 Male		
对照 CK	9.82 ±0.07 b	91.44 ±2.27 a	18.67 ±0.23 a	15.76 ±0.24 a	38.93 ±1.41 a	35.20 ±1.18 a	5.87 ±0.15 b	865.47 ±34.35 a
22℃, 15L:9D	12.77 ±6.08 a	88.85 ±1.60 a	16.85 ±0.23 b	13.37 ±0.18 b	29.72 ±1.09 b	32.62 ±1.39 a	7.65 ±0.18 a	513.68 ±28.82 b
22℃, 9L:15D	12.80 ±8.67 a	92.73 ±2.47 a	16.35 ±0.44 b	14.17 ±0.53 b	30.68 ±1.55 b	32.79 ±1.56 a	7.60 ±0.27 a	556.78 ±44.73 b
25℃, 15L:9D	8.80 ±0.19 c	87.46 ±3.72 a	16.90 ±0.68 b	13.67 ±0.38 b	25.78 ±1.80 bc	21.37 ±2.15 b	5.00 ±0.16 c	555.13 ±51.58 b
25℃, 9L:5D	8.77 ±0.18 c	84.36 ±4.53 a	17.23 ±0.63 b	14.34 ±0.39 b	26.37 ±1.87 bc	22.9 ±1.96 b	4.88 ±0.17 c	538.21 ±51.95 b

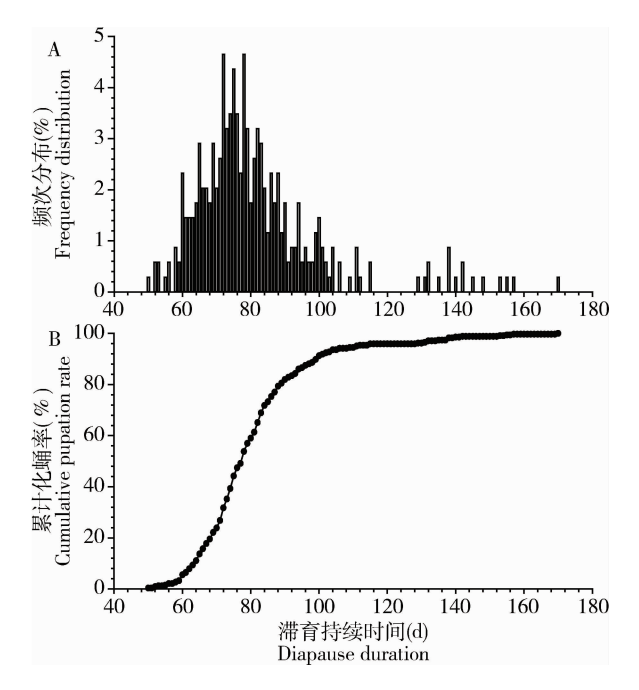


图 2　22℃, 光周期 15L:9D 条件下大草蛉滞育持续时间频次分布(A)和累计化蛹率(B)

Fig. 2　Frequency distribution (A) of diapause duration and cumulative pupation rate (B) in *Chrysopa pallens* at 22℃ under a photoperiod of 15L:9D

81.98%,90 d 后大草蛉滞育解除的频次较为分散且不连续,第 170 天时所有存活预蛹滞育解除。

2.3.2　滞育持续时间对大草蛉滞育后发育和繁殖的影响:将 22℃, 光周期 15L:9D 条件下的 344 头解除滞育的大草蛉个体按照滞育持续时间的长短分为 A, B 和 C 3 组,其滞育持续时间分别为 51 ~70, 71 ~90 和 91 ~170 d,滞育解除后发育和繁殖的生物学参数见表 4。滞育持续时间影响蛹的发育,随着滞育持续时间的延长,大草蛉蛹期逐渐延长,且 A 组蛹期显著短于 C 组,蛹存活率逐渐降低但没有显著差异。不同滞育持续时间的大草蛉雌、雄成虫的鲜重,其中以滞育持续时间最短的 A 组最重,滞育持续时间最长的 C 组鲜重最轻,且 B 组和 C 组的雌成虫鲜重及 C 组的雄成虫鲜重显著低于 A 组。滞育持续时间对雌、雄成虫寿命的影响不同:雌成虫寿命在 27.78 ~30.84 d 之间,不同滞育持续时间间差异不显著;雄成虫寿命随着滞育持续时间的延长呈先延长后缩短的趋势,B 组雄成虫寿命(35.17 d)显著长于 C 组(26.41 d)。单雌产卵量也呈现随着滞育持续时间的延长先增大后减小的趋势,但 3 组间没有显著性差异。不同滞育持续时间的大草蛉产卵前期也没有显著差异。

3　讨论

3.1　光周期和温度对大草蛉滞育解除的影响

昆虫滞育解除有多种途径,在自然条件下,很难将影响滞育解除的因子进行区分,但特定的条件和刺激无疑会参与自然条件下昆虫滞育的解除(Koštál, 2006)。光周期作为自然界中变化最为规律的环境因子,是促进昆虫滞育解除的最常见条件,如短光照能够加快泉蝇茧蜂 *Biosteves* sp. 越夏滞育的解除(李爱青和薛芳森, 2002),长光照则能促进西非蛀茎夜蛾 *Sesamia nonagrioides* Lefevre (Eizaguirre *et al.*, 2008)、马尾松毛虫 *Dendrolimus punctatus*(Zeng *et al.*, 2013)和樱桃果蝇 *Drosophila suzukii*(Zhai *et al.*, 2016)的滞育解除。本研究中,大草蛉滞育预蛹在长光照(15L:9D)和短光照(9L:15D)条件下的滞育持续时间(预蛹期)和存活率没有显著性差异,表明光周期对大草蛉滞育的解除没有显著影响,这与前人对双色泉蝇 *Pegomyia bicolor*(李爱青和薛芳森, 2002)、大猿叶虫 *Colaphellus bowringi* Baly(王小平等, 2005)和草地螟*Loxostege sticticalis*(Jiang *et al.*, 2010)等昆虫的研究结果相似。虽然短光照条件是大草蛉滞育诱导的

表 4 22℃，光周期 15L∶9D 条件下大草蛉滞育持续时间对发育和繁殖的影响

Table 4 Effects of diapause duration on the development and reproduction of *Chrysopa pallens* at 22℃ under a photoperiod of 15L∶9D

组别 Group	滞育持续时间 Diapause duration (d)	试虫数 Number of test insects	蛹期 Pupal duration (d)	蛹存活率 Pupal survival rate (%)	成虫鲜重(mg) Adult fresh weight		成虫寿命(d) Adult longevity		产卵前期 Preoviposition period (d)	单雌产卵量 Number of eggs laid per female
					雌 Female	雄 Male	雌 Female	雄 Male		
A	50 – 70	76	12.52 ± 0.11 b	89.54 ± 3.74 a	17.39 ± 0.40 a	14.04 ± 0.47 a	27.78 ± 1.87 a	30.72 ± 2.75 ab	7.38 ± 0.38 a	491.63 ± 53.04 a
B	71 – 90	201	12.78 ± 0.16 ab	87.07 ± 2.37 a	17.19 ± 0.31 b	13.40 ± 0.20 ab	30.84 ± 1.53 a	35.17 ± 1.90 a	7.54 ± 0.22 a	548.68 ± 39.44 a
C	90 – 170	67	12.86 ± 0.08 a	86.84 ± 3.88 a	15.22 ± 0.53 b	12.68 ± 0.40 b	29.15 ± 2.54 a	26.41 ± 2.37 b	8.19 ± 0.47 a	444.61 ± 66.22 a

大草蛉个体按照滞育持续时间的长短分为 A，B 和 C 3 组，其滞育持续时间分别为 51 ~ 70，71 ~ 90 和 91 ~ 170 d。The individuals of *C. pallens* were divided into three groups A, B and C, with the diapause duration of 51 – 70, 71 – 90 and 91 – 170 d, respectively.

决定因子(Nakahira and Arakawa, 2005; 时爱菊等, 2008)，但预蛹在滞育发育过程中失去了对光周期的敏感性，这可能与自然界中大草蛉以茧内预蛹在树皮下、枯叶和土缝中越冬的生活习性有关(赵敬钊, 1988; 牟吉元等, 1980)。

关于温度对昆虫滞育解除的影响也有大量报道。对一些昆虫种类来说，冷激(chilling)是越冬昆虫滞育发育和解除的必备条件，如果不经低温刺激，昆虫的滞育状态就一直维持直到死亡(Terao *et al*., 2012; Dong *et al*., 2013)；大多数昆虫种类则不需要冬季低温等因子刺激，即使是在诱导滞育的条件下也能自发地完成滞育发育(Nomura and Ishikawa, 2000; Tachibana and Numata, 2004; 陈珍珍等, 2013)，并且在中性温度和高温下滞育解除更快，如稻黑蝽 *Scotinophara lurida*(Cho *et al*., 2008)、丝带凤蝶 *Sericinus montelus*(Wang *et al*., 2009)、二化螟 *Chilo suppressalis*(Xiao *et al*., 2010)和樱桃果蝇 *Drosophila suzukii*(Zhai *et al*., 2016)等。本研究中，大草蛉滞育预蛹在 25℃条件下的滞育持续时间显著短于 22℃，预蛹存活率显著增加，种群中不同个体间滞育解除所需时间的差异也更小，说明温度是影响大草蛉滞育解除的重要环境因子，高温有利于大草蛉滞育的解除。高温加快了昆虫的发育速度，对滞育解除而言是一种“加速过程”(Hodek, 2002)。5℃的低温处理后大草蛉预蛹的预蛹期显著延长，且随着低温处理时间的延长，预蛹的存活率不断降低，进一步说明低温不能促进大草蛉滞育的解除。然而，冬季低温能够阻止昆虫滞育解除后形态发生的开动，因此调节了越冬个体滞育期的个体差异，使那些早期解除滞育的个体经历一段“等候”过程，达到与其他滞育个体的同步发育(薛芳森等, 2001)，如 5℃的低温处理能显著缩小大草蛉个体间滞育持续时间的差异，对柑橘大实蝇 *Bactrocera minax*(Dong *et al*., 2013)、黑纹粉蝶 *Pieris melete*(Xiao *et al*., 2013)等昆虫的研究也得到了相似的结论。此外，低温能够越冬幼虫滞育的发育并保存了越冬幼虫越冬期间的代谢贮备物，从而维持昆虫的抗寒能力(薛芳森等, 2001)。

3.2 光周期和温度对大草蛉滞育后发育和繁殖的影响

一般认为，昆虫滞育结束后，温度直接决定滞育后完成发育的时间(Tauber *et al*., 1986; Danks, 1987)。本研究发现，大草蛉解除滞育后，蛹期、蛹存活率、成虫寿命和鲜重、产卵前期及单雌产卵量均不受光周期的影响，说明光周期对大草蛉滞育后生物学特性和种群动态没有显著影响，这与大猿叶虫(王小平等, 2005)等滞育昆虫在长光照和短光照条件下的发育和繁殖是相似的。

滞育是昆虫应对不利环境条件的一种响应，尽管滞育明显降低了昆虫的代谢速率，但长时间的滞育，即使代谢速率很低，也能极大消耗能量贮藏物，因此虽然滞育对昆虫季节性适应具有重要作用，但滞育本身也是有代价的。这种微妙的亚致死效应主要表现在昆虫滞育解除后发育速率降低、存活率下降和繁殖力降低等生殖代价(Irwin and Lee, 2000; 赖锡婷等, 2008; Jiang *et al*., 2010; 吕晓飞等, 2013; 陈培育等, 2015)。大草蛉滞育解除后，表现出预蛹存活率降低，蛹期延长，雌成虫鲜重和雄成虫鲜重降低，雌成虫寿命缩短，产卵前期延长，单雌产卵量降低等一系列不利于种群扩繁的生物学特性，这一结果同前人的结论相似，表明大草蛉滞育存在生殖代价。昆虫滞育维持和滞育后生殖间代谢贮藏物的分配可能存在一种负相关(Danks, 1987)，大草蛉在滞育的维持和越冬后适合度之间可能存在着一

种权衡，以保证种群应对多变的环境和繁衍。而大草蛉滞育后成虫的产卵前期延长，很可能就是对滞育造成的发育速率减慢的一种补偿，使其有更多的机会补充营养，提高繁殖力。

3.3 大草蛉滞育持续时间的个体差异

从滞育解除的整齐度看，相同滞育诱导条件下的大草蛉不同个体间的滞育持续时间差异很大，如在22℃，光周期15L∶9D条件下，大草蛉的滞育持续时间最短为50 d，最长为170 d，温度升高后化蛹相对集中，但25℃，光周期15L∶9D条件下最晚和最早解除滞育的个体间预蛹期仍相差91 d，这种现象在棉铃虫 *Helicoverpa armigera*（吴孔明和郭予元，1996）、丝光绿蝇 *Lucilia sericata*（Tachibana and Numata，2004）和绿盲蝽 *Apolygus lucorµm*（卓德干等，2011）等昆虫中曾有报道。Tauber 和 Tauber（1976）在评述昆虫滞育历期的差异时指出，滞育是一种遗传习性，滞育强度的差异可能来自内在的因素和环境条件的影响。这种滞育持续时间的种内差异充分反映了昆虫对生境具有较强的适应能力，当春季温度开始回升后一部分个体可以很快解除滞育繁衍种群，而另一部分具有较长滞育持续时间者则可避免倒春寒可能会导致种群全部毁灭的后果，同时也是昆虫世代重叠严重的重要原因之一（吴孔明和郭予元，1996）。

昆虫滞育持续时间的差异可能预示着巨大的遗传差异，并可能直接影响昆虫滞育后的生长发育、存活和繁殖（Danilevsky，1966；赖锡婷等，2008；吕晓飞等，2013）。对二点叶螨 *Tetranychus urticae*（Kroon and Veenendaal，1998）和叶螨 *T. kanzawai*（Ito，2004）的研究发现，滞育持续时间与滞育后寿命间存在一种负相关关系。本研究中，随着滞育持续时间的延长，大草蛉的蛹期延长，雌成虫鲜重和雄成虫鲜重降低，这种现象可以用越冬昆虫滞育期的能量贮藏影响滞育和滞育后生物学特性的观点来解释（Tauber *et al*.，1986；Danks，1987；Ellers and van Alphen，2002）。然而，滞育持续时间对大草蛉的雌成虫寿命影响不大，但雄成虫的寿命受滞育持续时间显著影响，这可能是由于昆虫滞育反应的性别差异导致的（杨慧中等，2012）。滞育结束后，大草蛉雌成虫的单雌产卵量受滞育持续时间的影响较小，这可能与成虫羽化后仍然继续取食的生活习性有关。

综上所述，本研究条件下，两种光周期对大草蛉预蛹滞育解除、滞育解除后发育和繁殖没有明显的影响，而温度是调节大草蛉滞育后发育和繁殖的重要环境因子。较高温度能够加快大草蛉的滞育发育，促进滞育的解除，而低温能够调节个体间滞育持续时间的差异，同步种群的滞育发育和繁殖。大草蛉的滞育存在生殖代价，并且滞育持续时间存在较大个体差异，滞育持续时间影响滞育解除后的部分生物学特性。

致谢 感谢台湾中兴大学齐心教授提供的生命表软件及理论指导。

参考文献（References）

Chen PY, Feng HQ, Li GP, Niu YT, Qiu F, Qiang XJ, 2015. Impacts of temperature and photophase on diapause termination of *Adelphocoris suturalis*. *Plant Prot*., 41(4): 143–145. [陈培育，封洪强，李国平，牛银亭，邱峰，强学杰，2015. 温度和光照对中黑盲蝽滞育解除的影响. 植物保护，41(4): 143–145]

Chen XX, Ren SX, Zhang F, Cai WZ, Zeng FR, Zhang WQ, 2013. Mechanism of pest management by natural enemies and their sustainable utilization. *Chin. J. Appl. Entomol*., 50(1): 9–18. [陈学新，任顺祥，张帆，彩万志，曾凡荣，张文庆，2013. 天敌昆虫控害机制与可持续利用. 应用昆虫学报，50(1): 9–18]

Chen ZZ, Li MG, Guo YN, Yin XC, Zhang F, Xu YY, 2013. Effects of photoperiod and temperature on the post-diapause biology of *Chrysoperla sinica* (Tjeder) adults in different overwintering periods. *Sci. Agric. Sin*., 46(8): 1610–1618. [陈珍珍，李明贵，郭亚楠，印象初，张帆，许永玉，2013. 光周期和温度对中华通草蛉不同越冬时期成虫滞育后生物学特性的影响. 中国农业科学，46(8): 1610–1618]

Cheng LY, Liao XJ, Xu LX, Sun L, Chen ZZ, Xu YY, 2014. Two-sex life table and predation of *Chrysopa pallens* (Rambur) feeding on *Megoura japonica* Matsumura. *Acta Phytophy. Sin*., 41(6): 680–686. [程丽媛，廖先骏，徐龙祥，孙蕾，陈珍珍，许永玉，2014. 以豌豆修尾蚜为猎物的大草蛉两性生命表和捕食率. 植物保护学报，41(6): 680–686]

Chi H, 1988. Life table analysis incorporating both sexes and variable development rates among individuals. *Environ. Entomol*., 17(1): 26–34.

Chi H, 2016. TWOSEX-MSChart: a computer program for the age-stage, two-sex life table analysis. National Chung Hsing University, Taichung, Taiwan, China. http://140.120.197.173/Ecology/.

Chi H, Liu H, 1985. Two new methods for the study of insect population ecology. *Bull. Inst. Zool. Acad. Sin*., 24(2): 225–240.

Cho JR, Lee M, Kim HS, 2008. Effect of photoperiod and temperature on reproductive diapause of *Scotinophara lurida* (Burmeister) (Heteroptera: Pentatomidae). *J. Asia-Pacific Entomol*., 11(2): 53–57.

Danilevsky AS (translated by Hidaka T, Masaki S), 1966. Kontyu no Koushusei (Photoperiodism and Seasonal Development of Insects). Tokyo University Press, Tokyo. 293 pp.

Danks HV, 1987. Insect Dormancy: An Ecological Perspective. Biological Survey of Canada (Terrestrial Arthropods), National Museum of Sciences, Ottawa.

Denlinger DL, 2002. Regulation of diapause. *Annu. Rev. Entomol.*, 47: 93 - 122.

Dong YC, Wang ZJ, Clarke AR, Pereira R, Desneux N, Niu CY, 2013. Pupal diapause development and termination is driven by low temperature chilling in *Bactrocera minax*. *J. Pest Sci.*, 86: 429 - 436.

Efron B, Tibshirani RJ, 1993. An Introduction to the Bootstrap. Chapman & Hall, New York.

Eizaguirre M, López C, Albajes R, 2008. Factors affecting the natural duration of diapause and post-diapause development in the Mediterranean corn borer *Sesamia nonagrioides* (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Insect Physiol.*, 54(6): 1057 - 1063.

Ellers J, van Alphen JJM, 2002. A trade-off between diapause duration and fitness in female parasitoids. *Ecol. Entomol.*, 27(3): 279 - 284.

He C, Meng QK, Yang XB, Hua L, 2013. Carbohydrate metabolism and antioxidant defense during diapause development in larvae of oriental fruit moth (*Grapholita molesta*) at low temperature. *Int. J. Agric. Biol.*, 15(1): 101 - 106.

Higaki M, Ando Y, 2005. Effects of temperature during chilling and pre-chilling periods on diapause and post-diapause development in a katydid, *Eobiana engelhardti subtropica*. *J. Insect Physiol.*, 51(6): 709 - 716.

Hodek I, 1996. Diapause development, diapause termination and the end of diapause. *Eur. J. Entomol.*, 93: 475 - 487.

Hodek I, 2002. Controversial aspects of diapause development. *Eur. J. Entomol.*, 99(2): 163 - 173.

Hodek I, Hodková M, 1988. Multiple role of temperature during insect diapause: a review. *Entomol. Exp. Appl.*, 49: 153 - 165.

Huang L, Sun LZ, Wang Y, Ru YT, Muhammad I, Jiang YR, Shi SL, Yang RS, Li XS, Qin L, 2016. Changes in the expression of trehalose-6-phosphate synthase gene in *Antheraea pernyi* (Lepidoptera: Saturniidae) during pupal diapause termination. *Acta Entomol. Sin.*, 59(9): 938 - 947. [黄伶, 孙良振, 王勇, 汝玉涛, Muhammad I, 姜义仁, 石生林, 杨瑞生, 李喜升, 秦利, 2016. 柞蚕蛹解除滞育过程中海藻糖合成酶基因的表达变化. 昆虫学报, 59(9): 938 - 947]

Irwin JT, Lee RE, 2000. Mild winter temperatures reduce survival and potential fecundity of the goldenrod gall fly, *Eurosta solidaginis* (Diptera: Tephritidae). *J. Insect Physiol.*, 46: 655 - 661.

Ito K, 2004. Deteriorating effects of diapause duration on postdiapause life history traits in the Kanzawa spider mite. *Physiol. Entomol.*, 29(5): 453 - 457.

Jiang XF, Huang SH, Luo LZ, 2011. Juvenile hormone changes associated with diapause induction, maintenance, and termination in the beet webworm, *Loxostege sticticalis* (Lepidoptera: Pyralidae). *Arch. Insect Biochem.*, 77(3): 134 - 144.

Jiang XF, Huang SH, Luo LZ, Liu YQ, Zhang L, 2010. Diapause termination, post-diapause development and reproduction in the beet webworm, *Loxostege sticticalis* (Lepidoptera: Pyralidae). *J. Insect Physiol.*, 56(9): 1325 - 1331.

Koštál V, 2006. Eco-physiological phases of insect diapause. *J. Insect Physiol.*, 52(2): 113 - 127.

Kroon A, Veenendaal RL, 1998. Trade-off between diapause and other life-history traits in the spider mite *Tetranychus urticae*. *Ecol. Entomol.*, 23(3): 298 - 304.

Lai XT, Xiao HJ, Xue FS, 2008. Influencing factors of diapause duration in insect and its influence on post-diapause biology. *Chin. Bull. Entomol.*, 45(2): 182 - 188. [赖锡婷, 肖海军, 薛芳森, 2008. 昆虫滞育持续时间的影响因子及其对滞育后生物学的影响. 昆虫知识, 45(2): 182 - 188]

Li AQ, Xue FS, 2002. The effects of temperature and photoperiod on diapause maintainance and termination in both *Pegomyia bicolor* and its parasitic braconid wasp (*Biosteves* sp.). *Acta Agric. Univ. Jiangxi* (*Nat. Sci. Ed.*), 24(4): 436 - 440. [李爱青, 薛芳森, 2002. 温度和光周期对双色泉蝇及其寄生蜂泉蝇茧蜂滞育维持和解除的影响. 江西农业大学学报(自然科学版), 24(4): 436 - 440]

Lu XF, Jiang XF, Luo LZ, 2013. Effects of diapause duration on the growth and development of post-diapause pupae in the beet webworm *Loxostege sticticalis*. *Plant Prot.*, 39(5): 140 - 143. [吕晓飞, 江幸福, 罗礼智, 2013. 滞育持续期对草地螟滞育解除后蛹生长发育的影响. 植物保护, 39(5): 140 - 143]

MacRae TH, 2010. Gene expression, metabolic regulation and stress tolerance during diapause. *Cell. Mol. Life Sci.*, 67(14): 2405 - 2424.

Morey AC, Hutchison WD, Venette RC, Burkness EC, 2012. Cold hardiness of *Helicoverpa zea* (Lepidoptera: Noctuidae) pupae. *Environ. Entomol.*, 41(1): 172 - 179.

Mu JY, Wang NC, Fan YG, 1980. Studies on the life histories and bionomics of four species of green lacewings. *Acta Phytophy. Sin.*, 7(1): 1 - 8. [牟吉元, 王念慈, 范永贵, 1980. 四种草蛉生活史和习性的研究. 植物保护学报, 7(1): 1 - 8]

Mu JY, Wang NC, Xu HF, 1979. Studies on the dominant green lacewing species in cotton fields of Shandong province. *Shandong Agric. Sin.*, 2: 11 - 20. [牟吉元, 王念慈, 徐洪富, 1979. 山东省棉田草蛉优势种的研究. 山东农业科学, 2: 11 - 20]

Nakahira K, Arakawa R, 2005. Effect of photoperiod on the development and diapause of the green lacewing *Chrysopa pallens* (Neuroptera: Chrysopidae). *Entomol. Sci.*, 8(2): 133 - 135.

Nomura M, Ishikawa Y, 2000. Biphasic effect of low temperature on completion of winter diapause in the onion maggot, *Delia antiqua*. *J. Insect Physiol.*, 46(4): 373 - 377.

Posledovich D, Toftegaard T, Wiklund C, Ehrlén J, Gotthard K, 2015. Latitudinal variation in diapause duration and post-winter development in two pierid butterflies in relation to phenological specialization. *Oecologia*, 177(1): 181 - 190.

Ren JL, Zhao L, Ge J, 2015. Embryonic development of diapausing eggs in *Calliptamus italicus* (L.) (Orthoptera: Catantopidae). *Acta Entomol. Sin.*, 58(11): 1201 - 1212. [任金龙, 赵莉, 葛婧, 2015. 意大利蝗的胚胎发育及卵滞育发生的胚胎发育阶段. 昆

虫学报, 58(11): 1201－1212]

Shi AJ, Xu HF, Liu ZD, Zhao J, Zhang F, Xu YY, 2008. Effect of photoperiod on induction of prepupal diapause and larval development in *Chrysopa pallens* (Rambur) (Neuroptera: Chrysopidae). *Acta Ecol. Sin.*, 28(8): 3854－3859. [时爱菊, 徐洪富, 刘忠德, 赵静, 张帆, 许永玉, 2008. 光周期对大草蛉(*Chrysopa pallens*)滞育及发育的影响. 生态学报, 28(8): 3854－3859]

Tachibana S-I, Numata H, 2004. Effects of temperature and photoperiod on the termination of larval diapause in *Lucilia sericata* (Diptera: Calliphoridae). *Zool. Sci.*, 21(2): 197－202.

Tauber MJ, Tauber CA, 1976. Insect seasonality: diapause maintenance, termination, and postdiapause development. *Annu. Rev. Entomol.*, 21(1): 81－107.

Tauber MJ, Tauber CA, Masaki S, 1986. Seasonal Adaptations of Insects. Oxford University Press, New York and Oxford. 135－151.

Terao M, Hirose Y, Shintani Y, 2012. Effects of temperature and photoperiod on termination of pseudopupal diapause in the bean blister beetle, *Epicauta gorhami*. *J. Insect Physiol.*, 58(5): 737－742.

Wang XP, Xue FS, 2006. Post-diapause life-history traits in insects. *Chin. Bull. Entomol.*, 43(1): 10－15. [王小平, 薛芳森, 2006. 昆虫滞育后的生物学特性. 昆虫知识, 43(1): 10－15]

Wang XP, Xue FS, Ge F, Zhou CA, You LS, 2005. Effects of photoperiod and temperature on the life-history traits of post-diapause adults in the cabbage beetle, *Colaphellus bowringi* Baly. *Acta Entomol. Sin.*, 48(2): 285－289. [王小平, 薛芳森, 戈峰, 周程爱, 游兰韶, 2005. 光周期和温度对大猿叶虫滞育后成虫生物学特性的影响. 昆虫学报, 48(2): 285－289]

Wang XP, Yang QS, Zhou XM, Xu S, Lei CL, 2009. Effects of photoperiod and temperature on diapause induction and termination in the swallowtail, *Sericinus montelus*. *Physiol. Entomol.*, 34(2): 158－162.

Wu KJ, 2002. A consideration about dormancy in relation to diapause in insects. *Entomol. Knowl.*, 39(2): 154－160. [吴坤君, 2002. 关于昆虫休眠和滞育的关系之浅见. 昆虫知识, 39(2): 154－160]

Wu KM, Guo YY, 1996. Investigations on the migration and diapause in *Helicoverpa armigera* － diapause termination and emergence pattern in *Helicoverpa armigera*. *Sci. Agric. Sin.*, 29(1): 15－20. [吴孔明, 郭予元, 1996. 棉铃虫迁飞与滞育的研究——棉铃虫滞育的解除与羽化形式. 中国农业科学, 29(1): 15－20]

Xiao HJ, Mou FC, Zhu XF, Xue FS, 2010. Diapause induction, maintenance and termination in the rice stem borer *Chilo suppressalis* (Walker). *J. Insect Physiol.*, 56(11): 1558－1564.

Xiao HJ, Wu SH, Chen C, Xue FS, 2013. Optimal low temperature and chilling period for both summer and winter diapause development in *Pieris melete*: based on a similar mechanism. *PLoS ONE*, 8(2): e56404.

Xue FS, Li AQ, Zhu XF, 2001. The role of temperature during insect diapause. *Acta Agric. Univ. Jiangxi*, 23(1): 62－67. [薛芳森, 李爱青, 朱杏芬, 2001. 温度在昆虫滞育期间的作用. 江西农业大学学报, 23(1): 62－67]

Yang HZ, Xiao L, Xue FS, 2012. Intraspecific differences of diapause in insects. *Biol. Disas. Sci.*, 35(2): 117－125. [杨慧中, 肖亮, 薛芳森, 2012. 昆虫滞育反应的种内差异. 生物灾害科学, 35(2): 117－125]

Yang XK, 1998. Discussion on the scientific name of *Chrysopa pallens* (Rambur) and related questions. *Acta Entomol. Sin.*, 41(1): 107－108. [杨星科, 1998. 关于大草蛉的学名及有关问题的讨论. 昆虫学报, 41(1): 107－108]

Yu LY, Shi AJ, Zheng FQ, Lu H, Zhang F, Xu YY, 2012. Seasonal changes in the cold hardiness of *Chrysopa pallens* (Rambur) prepupa. *Sci. Agric. Sin.*, 45(9): 1723－1730. [于令媛, 时爱菊, 郑方强, 卢虹, 张帆, 许永玉, 2012. 大草蛉预蛹耐寒性的季节性变化. 中国农业科学, 45(9): 1723－1730]

Zeng JP, Wang Y, Liu XP, 2013. Influence of photoperiod on the development of diapause in larvae and its cost for individuals of a univoltine population of *Dendrolimus punctatus* (Lepidoptera: Lasiocampidae). *Eur. J. Entomol.*, 110(1): 95－101.

Zhai YF, Lin QC, Zhang JP, Zhang F, Zheng L, Yu Y, 2016. Adult reproductive diapause in *Drosophila suzukii* females. *J. Pest Sci.*, 89(3): 679－688.

Zhang LS, Chen HY, 2014. Advances in research and application of biological control agents in China. *Chin. J. Biol. Control*, 30(5): 581－586. [张礼生, 陈红印, 2014. 生物防治作用物研发与应用的进展. 中国生物防治学报, 30(5): 581－586]

Zhao JZ, 1981. Preliminary analysis on the occurrence regularity of green lacewing species in the cotton fields of China. *J. Wuhan Teach. Coll. (Nat. Sci. Ed.)*, 2: 27－35. [赵敬钊, 1981. 对我国棉田草蛉发生规律的初步分析. 武汉师范学院学报(自然科学版), 2: 27－35]

Zhao JZ, 1988. Studies on the bionomics of *Chrysopa septemfunctata* Wesmoer. *Acta Phytophy. Sin.*, 15(2): 123－127. [赵敬钊, 1988. 大草蛉生物学特性研究. 植物保护学报, 15(2): 123－127]

Zhuo DG, Li ZH, Men XY, Yu Y, Zhang AS, Li LL, Zhang SC, 2011. Effects of low temperature and photoperiod on diapause termination and developmental duration of the overwintering egg of *Apolygus lucorum* Meyer-Dür (Hemiptera: Miridae). *Acta Entomol. Sin.*, 54(2): 136－142. [卓德干, 李照会, 门兴元, 于毅, 张安盛, 李丽莉, 张思聪, 2011. 低温和光周期对绿盲蝽越冬卵滞育解除和发育历期的影响. 昆虫学报, 54(2): 136－142]

(责任编辑: 赵利辉)